PHYLLANTHEÆ DE MADAGASCAR. I : A PROPOS DE DEUX PHYLLANTHUS DE LA SOUS-SECTION SWARTZIANI WEBSTER

J. F. BRUNEL & J. ROUX

BRUNEL, J. F. & ROUX, J. — 27.05.1981. Phyllantheæ de Madagascar. I : à propos de deux Phyllanthus de la sous-section Swartziani Webster, *Adansonia*, ser. 2, 20 (4) : 393-403. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Cette première note d'une série concernant des *Phyllantheæ (Euphorbiaceæ)* malgaches critiques ou mal connues, confirme la présence, en tant qu'espèce, de *Phyllanthus amarus* Schum. & Thonn. à Madagascar, excluant celle de *P. niruri* L. D'autre part, une espèce nouvelle, *Phyllanthus andranovatensis*, voisine de *P. fraternus* Webster, est décrite.

ABSTRACT : This first note of a taxonomic study on some critical malagasy *Phyllantheæ (Euphorbiaceæ)*, confirms the presence, as a species, of *Phyllanthus amarus* Schum. & Thonn. in Madagascar, excluding *P. niruri* L. Moreover, a new species, *Phyllanthus andranovatensis*, neighbouring *P. fraternus* Webster, is described.

J. F. Brunel, Laboratoire de Biologie Végétale, Université du Bénin, B. P. 1515, Lomé, Togo.
J. Roux, Laboratoire de Morphologie expérimentale, Institut de Botanique, Université L. Pasteur, 67083 Strasbourg, France.

L'étude des genres *Phyllanthus* L. et affines, à laquelle nous procédons, depuis 1973, en Afrique de l'ouest, nous a nécessairement conduits à rechercher des points de comparaison dans les régions voisines, Afrique orientale et australe, voire Madagascar. Au cours de prospections dans le sud de cette île, nous avons pu récolter ainsi un certain nombre d'Euphorbiacées, herbacées ou arbustives, de la tribu des *Phyllantheæ* Muell.-Arg. (MUELLER, 1866). Parmi celles-ci, les deux plantes analysées dans la présente note, appartiennent au genre *Phyllanthus*, caractérisé principalement par des fleurs mâles sans pistillodes et à disque réceptaculaire généralement segmenté; elles se rattachent de plus à la section *Phyllanthus*, où les fleurs mâles sont le plus souvent tristaminées, avec un pollen colporé, et où l'architecture des individus, marquée d'un dimorphisme raméal, suit le modèle de COOK (HALLÉ & OLDEMAN, 1970) : l'axe principal orthotrope, à phyllotaxie hélicoïdale, porte des ramifications phyllomorphes, caduques, seules florifères, et à phyllotaxie spirodistique. Enfin, un certain nombre de critères complémentaires, situent, plus précisément encore, les plantes envisagées dans la sous-section *Swartziani* Webster (WEBSTER, 1957) : ce sont, notamment, des graines costulées sur le dos, un pollen tricolporé, à exine formant un tectum complet, plus ou moins lisse ou microperforé en surface, ainsi que la présence, sur la tige érigée adulte, de cataphylles (feuilles réduites à des écailles) lancéolées triangulaires.

Si l'on utilise la Flore de Madagascar et des Comores, dans laquelle LÉANDRI (1958) traite des *Phyllanthus*, l'une des plantes considérées se

rapporte à *P. niruri* L. var. *amarus* (Schum. & Thonn.) Léandri, tandis que les spécimens de l'autre restent impossibles à déterminer.

L'identification de ces derniers est évidemment un problème. Mais la détermination de *P. niruri* L. var. *amarus* (Schum. & Thonn.) Léandri n'en est pas moins un second, car en Afrique de l'ouest, *P. amarus* Schum. & Thonn. est une espèce autonome, et surtout, sans rapport immédiat avec *P. niruri* L., taxon néotropical apparemment absent de tout le continent africain (Brunel & Roux, 1975). Il importe donc de déterminer si les « *P. amarus* malgaches » sont identiques à *P. amarus* Schum. & Thonn. et dans quelle mesure ils peuvent être effectivement affines de *P. niruri* L.

Les « *Phyllanthus amarus* » malgaches ont été récoltés à Morondava, Tuléar et Fort-Dauphin. Les populations d'origine étaient apparemment homogènes, toutes semblables et rudérales, comme les *P. amarus* Schum. & Thonn. d'Afrique.

Le *Phyllanthus* indéterminé a été récolté tout d'abord dans les environs d'Andranovato, près de Fort-Dauphin. Nous l'avons retrouvé l'année suivante, sur les pentes du Pic St Louis et près d'Amboasary-Sud. Il nous est apparu d'emblée comme distinct du précédent, en particulier par son écologie toute différente. Nous l'avons récolté en effet, à Andranovato, en compagnie de Cypéracées et de Marsileacées. Sur les pentes du Pic St Louis, la plante se cantonnait en bordure de ruisseaux, et, dans les stations d'Amboasary-Sud, elle se trouvait dans des mares temporaires, au milieu de fourrés à Didiereacées. Il s'agit donc d'une plante non rudérale, hygrophile, dont le cycle est vraisemblablement fugace dans les conditions naturelles, comme le suggèrent les mares d'Amboasary-Sud, éphémères et rapidement désséchées.

Les échantillons collectés ont été systématiquement mis en herbier pour référence et analyses ultérieures. Mais simultanément, ont été récoltées chaque fois des graines pour mise en culture, celle-ci permettant une étude plus détaillée des divers stades du développement (architecture, biométrie, numérations chromosomiques, observations du pollen, etc.). Ces cultures de populations expérimentales ont été effectuées au Jardin d'essais du Laboratoire de Biologie Végétale, à l'Université du Bénin, à Lomé, comme nous le faisons de façon constante pour toutes les plantes récoltées ou mises à notre disposition (Brunel & Roux, 1976).

I. LES « PHYLLANTHUS AMARUS » MALGACHES

Cultivées simultanément, les populations expérimentales issues de nos récoltes de « *P. amarus* » malgaches ne montrent pas, entre elles, de différences notables. Elles n'en montrent pas plus avec les populations d'origine africaine ou américaine, cultivées en même temps pour servir de comparaison, et ceci, même en considérant des caractères mineurs plus ou moins négligés habituellement, car liés pour la plupart au développement général des individus.

Ainsi, comme chez le *P. amarus* Schum. & Thonn. d'Afrique, l'axe principal orthotrope des plantes malgaches ne produit spontanément de relais érigés, que de façon relativement tardive, après 3 mois de culture environ. Ses cataphylles présentent la caractéristique de se nécroser et de noircir rapidement. L'épiderme de cette tige dressée est coloré par des anthocyanes aux stades de jeunesse des individus (comme nous avons pu l'observer aussi sur des populations d'origine guyanaise), mais cette coloration s'estompe rapidement.

Les ramules plagiotropes, seuls florifères, présentent une zonation typique du sexe des fleurs : après une zone basale de 1 ou 2 aisselles foliaires productrices de cymules entièrement mâles, l'axe ne porte, distalement,

TABLEAU I : Comparaison biométrique de deux populations africaine et malgache de *P. amarus* Schum. & Thonn. Les couples de valeurs correspondent à des mesures extrêmes. Les valeurs entre parenthèses signalent des observations exceptionnelles.

	« *P. amarus* malgache » (Population de Tuléar)	*P. amarus* Schum. & Thonn. (Population de Lomé)
AXE ORTHOTROPE :		
— longueur des cataphylles en mm. . .	1,3-1,4	1,3-1,4
RAMULES PLAGIOTROPES :		
— longueur en cm	4-17	4-20
— nombre de feuilles	15-50	20-50
— longueur des entrenœuds de la zone médiane en mm	1-4	2-4
FLEURS FEMELLES :		
— longueur du pédicelle en mm. . . .	0,9-1,7	1-1,7
— longueur des lobes périanthaires en mm.	0,9-1,1	0,8-1,2
— longueur du style en mm	0,1-0,15	0,1-0,2
FLEURS MALES :		
— longueur du pédicelle en mm. . . .	0,9-1,3	0,6-1,2
— longueur des lobes périanthaires en mm	0,3-0,6	0,3-0,6
— grain de pollen, longueur en microns	18,5-22	19-23
— nombre de sillons	3	3
FRUITS :		
— diamètre en mm	1,7-1,96	1,7-2
GRAINES :		
— nombre de côtes sur la face convexe.	6-(7)	(6)-7-(8)
— longueur en mm	0,9-1	0,9-1
NUMÉRATIONS CHROMOSOMIQUES :		
— *n* chromosomes	13	13

que des cymules bisexuées, c'est-à-dire composées d'une fleur femelle, flanquée au moins d'une fleur mâle. Ces fleurs ont très généralement 5 lobes périanthaires.

Cette morphologie végétative et florale est illustrée ici (Pl. 1; 3, *C*; 4, *G*). Les mesures quantitatives définissant le taxon sont, d'autre part, rassemblées dans le tableau 1. Ce tableau, qui permet au surplus une comparaison chiffrée entre la plante malgache et le *P. amarus* Schum. & Thonn. de l'Ouest africain, ne fait guère ressortir qu'une concordance évidente. Nos « *Phyllanthus amarus* » malgaches appartiennent donc bien à l'espèce *Phyllanthus amarus* Schum. & Thonn., espèce type de la sous-section *Swartziani* Webster, à laquelle nous les avions d'ailleurs rattachés d'emblée.

C'est donc souligner par là que les plantes considérées n'appartiennent pas à la sous-section néotropicale *Niruri* Webster, typifiée par *P. niruri* L. : font défaut, en effet, les critères essentiels de cette subdivision, notamment des cataphylles linéaires subulées, des feuilles assimilatrices à base du limbe asymétrique, des fleurs femelles dont les lobes périanthaires ont une nervure ramifiée, un pollen tétracolporé à exine microréticulée formant tectum partiel, et des graines à surface verruqueuse.

Mais une telle affirmation ne saurait évidemment s'étendre sans contrôle à l'ensemble du *P. niruri* L. var. *amarus* (Schum. & Thonn.) Léandri. Aussi, les exsiccata déposés par Léandri au Muséum de Paris, et représentatifs du taxon, ont-ils été analysés de leur côté.

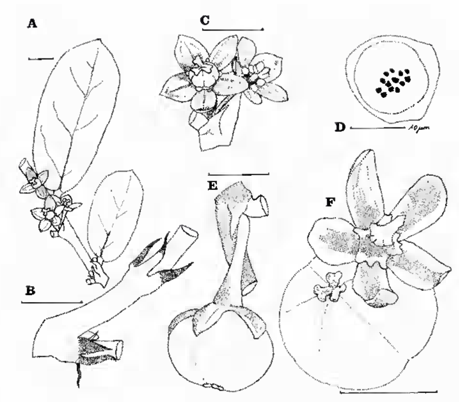
Identiques à nos propres plantes, ils ne diffèrent en rien du *P. amarus* Schum. & Thonn. de l'Ouest africain, et n'appartiennent pas davantage à la sous-section *Niruri* Webster. Il en est de même d'ailleurs pour la var. *baronianus* Léandri : les caractères distinctifs de cette « variété » (rameaux anguleux, tépales mucronés, stipules cordés d'un côté) sont, en fait, très fréquents chez *P. amarus* Schum. & Thonn., et les exsiccata correspondants ont été annotés par Webster lui-même comme « *P. amarus* Schum. & Thonn. » [1].

L'identité des plantes considérées est donc claire. Si l'on ajoute que nous n'avons pu trouver, dans les divers herbiers consultés, aucun indice de l'existence d'un *P. niruri* L. à Madagascar, il apparaît que ce taxon est à exclure de la flore spontanée de l'Ile, comme il a dû l'être de celle d'Afrique Occidentale (Brunel & Roux, 1975). Tout au plus peut-on envisager des introductions récentes et localisées, comme nous en avons nous-mêmes effectué à Lomé. Mais celles-ci n'en confèreraient pas pour autant l'indigénat au *P. niruri* L.

II. LE PHYLLANTHUS D'ANORANOVATO

Cette plante, que les flores actuelles ne permettent pas de déterminer, ne semble pas avoir été antérieurement récoltée. En particulier, aucun des exsiccata déposés au Muséum de Paris ne lui correspond.

1. Le rattachement par Léandri de *P. amarus* Schum. & Thonn. à *P. niruri* n'est en somme que le prolongement des conceptions de Mueller (1866), considérant ce dernier taxon comme extrêmement polymorphe et de vaste répartition. Si Hutchinson (1913) avait déjà reconnu l'autonomie spécifique du *P. amarus* africain, conforme au protologue de Schumacher & Thonning (1829), c'est surtout à Webster (1955) que revient le mérite d'une clarification de la situation nomenclaturale du *P. niruri* L., et de sa circonscription exacte.

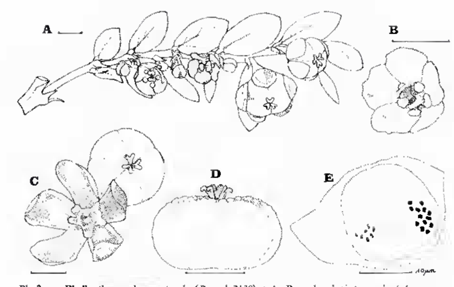


Pl. 1. — **Phyllanthus amarus** (*Brunel 2114*) : A, fragment de ramule plagiotrope; B, cataphylles de l'axe orthotrope (extrémités nécrosées et noirâtres); C, couple de fleurs mâle et femelle (cymule hermaphrodite), à l'anthèse de la fleur mâle, ici bistaminée; D, méiose pollinique, métaphase II; E, aspect du fruit avant déhiscence; F, morphologie d'un disque de fleur femelle après suppression du fruit (la columelle est restée attachée dans l'axe de la fleur). Les traits d'échelle représentent 1 mm, sauf en D.

A port grêle, elle révèle en culture une croissance lente, atteignant à peine, au bout de trois mois, une hauteur moyenne de 20 cm. L'axe primaire de l'individu, érigé, se ramifie promptement, les aisselles foliaires basales donnant précocement naissance à des relais orthotropes. Après les cotylédons et 4 feuilles assimilatrices (feuilles « juvéniles »), cet axe porte des cataphylles petites, longues de 0,8-0,95 mm.

Les ramules plagiotropes (Pl. 2, *A*) ne dépassent guère une longueur de 5 cm, avec, dans leur région médiane, des entrenœuds longs de 2-3 mm. Ils portent en général une quinzaine de feuilles assimilatrices à limbe oblong-elliptique, plus ou moins purpurescent à la face supérieure, glauque plus ou moins rosé à la face inférieure, et à 4-6 paires de nervures secondaires. Les stipules de ces feuilles, triangulaires, atteignent une longueur de 1,5 mm.

Les inflorescences de ces plantes monoïques se cantonnent sur les ramules selon un schéma constant : après un segment proximal stérile



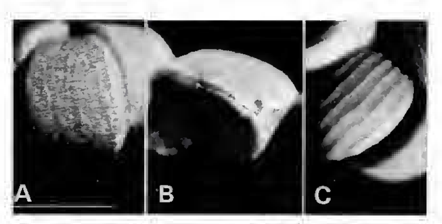
Pl. 2. — **Phyllanthus andranovatensis** (*Brunel 2130*) : **A,** Ramule plagiotrope inséré sur un fragment d'axe orthotrope; **B,** fleur mâle bistaminée, vue de 3/4; **C,** fleur femelle, morphologie du disque apres suppression du jeune fruit; **D,** fruit avant déhiscence en vue latérale, détaché du réceptacle; **E,** méïose pollinique, métaphase II. (Les traits d'échelle représentent 1 mm, sauf en E).

de 1-3 axillums vides, le ramule comporte en effet 4-6 aisselles productrices de cymules pluriflores mâles, puis, distalement des aisselles uniflores femelles.

Les fleurs mâles (Pl. 2, *B*), campanulées, ont un petit pédicelle long de 0,4-0,8 mm. Les lobes périanthaires, généralement au nombre de 5, atteignent 0,6-1,3 mm de longueur, et 0,7-0,9 mm de largeur; ils sont obovales, à marge blanche, avec une nervure médiane verte, plus ou moins anthocyanée. Le disque est formé de 5 petits segments lobulés. Les étamines sont généralement au nombre de 3, mais, par suite d'une fréquente méiomérie, ce nombre peut se réduire à 2; les filets sont presque entièrement soudés, mais les anthères, à déhiscence transversale par rapport à l'axe de la fleur, et atteignant 0,2-0,4 mm de longueur, demeurent libres. Le pollen est tricolporé, à tectum lisse, avec des dépressions microperforées; son axe polaire atteint une longueur de 22,5-25 microns (Pl. 4, *A-F*).

Les numérations chromosomiques, effectuées lors de la méiose pollinique ont montré $n = 13$ chromosomes (Pl. 2, *E*).

A l'anthèse, les fleurs femelles ont un pédoncule robuste, atteignant au moins 0,6 mm de longueur. Les lobes périanthaires sont alors ovales oblongs; à marge blanche, avec une nervure médiane plus ou moins anthocyanée et un apex arrondi rappelant ainsi le périanthe mâle, ils sont cependant un peu plus étroits, avec une largeur de 0,5-0,6 mm. Le disque (Pl. 2, *C*) est annulaire, multilobé ou même lacinié. L'ovaire, sessile et subglobulaire, est surmonté de styles libres dès leur base, longs de 0,3-0,4 mm, bifides, et se terminant en lobes cylindriques.



Pl. 3. — Morphologie des graines : **P. andranovatensis** (*Brunel 2130*) : A, costulation au dos de la graine; B, vue, région du hile. — **P. amarus** (*Brunel 2114*) : C, costulation au dos de la graine. (Le trait d'échelle représente 1 mm).

Le fruit (Pl. 2, *D*) est porté par un pédoncule atteignant en moyenne, au terme de sa croissance, 1,95 mm de longueur. C'est une capsule plus large que haute, à surface généralement lisse à la base, et légèrement papilleuse au sommet. Elle atteint, avant déhiscence, un diamètre de 2,2-2,4 mm. Elle est entourée du périanthe persistant et accrescent, dont les divisions atteignent alors 1,9-2,3 mm de longueur et une largeur de 1-1,5 mm.

Les graines matures (Pl. 3, *A*, *B*) sont des onglets sphériques longs de 1,05-1,3 mm, de couleur brun pâle, et portant sur leur face convexe 9-11 lignes de costules longitudinales.

Ainsi décrite, la plante d'Andranovato apparaît proche de *Phyllanthus fraternus* Webster, espèce rudérale dont la vaste répartition (Indes, Afrique tropicale[1] et Antilles) rend plausible une éventuelle implantation localisée en certains points de Madagascar. En effet, s'il faut bien préciser que ce *P. fraternus* Webster n'a pas été signalé dans l'Ile, et qu'aucun exsiccatum lui correspondant ne figure dans les herbiers relatifs à Madagascar, la plante qui nous intéresse possède, avec lui, un certain nombre de caractères communs. Ce sont, en particulier, un appareil végétatif rameux dès la base des individus, une répartition florale, sur les ramules plagiotropes, comportant une zone distale de fleurs femelles solitaires, et, sur ces fleurs femelles un disque multilobé et lacinié.

Mais, à côté de ces convergences, ce *Phyllanthus* malgache se distingue nettement du *P. fraternus* Webster par tout un ensemble de caractères. Ce sont, tout d'abord des critères qualitatifs comme la coloration des épidermes (non anthocyanés chez *P. fraternus* Webster), et surtout, la présence constante d'une zone d'aisselles stériles à la base des ramules florifères. Mais s'ajoutent également des critères quantitatifs, qui permettent une sépara-

1. La plante que les flores actuelles de l'Ouest africain dénomment *P. niruri* L. correspond en effet, en réalité, à *P. fraternus* Webster (Brunel & Roux, 1975).

TABLEAU II : Comparaison biométrique de la population togolaise du *P. fraternus* Webster et de celle du *Phyllanthus* d'Andranovato. Les couples de valeurs correspondent à des mesures extrêmes.

	P. fraternus	« *P.* d'Andranovato »
CATAPHYLLES DE L'AXE ORTHOTROPE :		
— longueur (mm)	1,5	0,95
PÉRIANTHE FEMELLE :		
— nombre de lobes	6	5
— longueur maximale des lobes en fin d'accrescence (mm)	0,9-1,4	1,9-2,3
— largeur de la nervure médiane des lobes (mm)	0,25	1,0-1,5
FRUITS :		
— longueur du pédicelle (mm). . . .	1,4-1,6	1,95
GRAINES :		
— nombre de costules dorsales. . . .	7-8	9-11
CYTOTYPES :		
n chromosomes	12	13

tion sans ambiguïté des deux taxons considérés, comme le montre le tableau II.

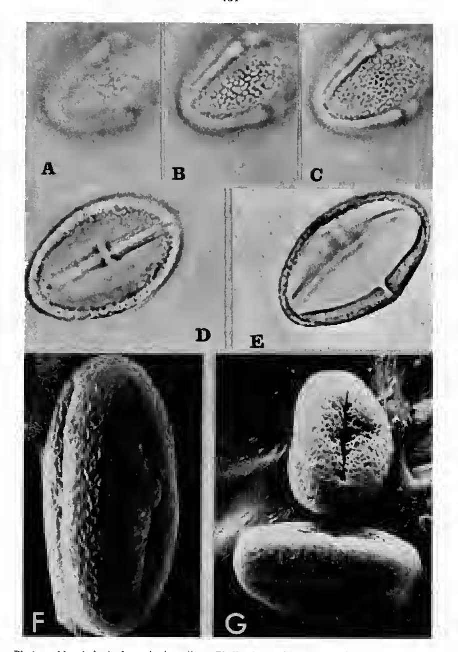
Même en faisant abstraction des autres caractères énumérés, le caryotype, à lui seul, apporte déjà la preuve de l'indépendance de la plante d'Andranovato, vis-à-vis du *P. fraternus* Webster. Aussi, nous paraît-il justifié de créer pour elle une nouvelle espèce, *P. andranovatensis*, le nom spécifique rappelant le premier lieu de récolte[1].

Phyllanthus andranovatensis Brunel & Roux, *sp. nov.*

Herba annua immo etiam brevi vita, 10-20 cm alta, glabra, caulibus ima basi plus minusve decumbentibus, purpurascentibus, subteretibus, emmittentibus ramulos floriferos patentes usque ad 5 cm longos. Folia oblongo-elliptica, usque ad 8 mm longa et 2,5 mm lata, supra viridia vel purpurascentia, subtus glauca vel pallide rosea, supra obscura, subtus prominula costa, nervis lateralibus 4-5 ; stipulæ lineares, triangulæ, integræ, 1,5 mm longæ.

Inflorescentiæ monoeciæ : in quoque ramulo, in basi 1-3 axillæ vacuæ, denique 4-6 axillæ cum cymulis masculinis, deinde axillæ cum floribus femineis singulis. Flos masculus campanulatus, pedicello 0,4-0,8 mm longo ; calyx 5-lobatus, lobis ovatis, apice rotundatis, albidis cum nervo medio viridi vel pallide roseo, 0,6-1,3 mm longis, 0,7-0,9 mm latis ; discus 5-lobatus ; stamina 2-3, filamentis connatis, antheris rima transversa, 0,2-0,4 mm longis. Pollinis grana ca. 22,5-25 µm longa, tecta, tricolporata. Flos femineus pedicellatus ; calyx 5-lobatus, lobis oblongo-ovatis, apice rotundatis, 0,6 mm longis, 0,5-0,6 mm latis, viridibus

1. L'étymologie du nom Andranovato (prononcé andranouvatt), fait allusion aux rochers baignant dans les lagunes à l'ouest de Fort-Dauphin. L'endroit est également connu comme « Ilôt des Portugais », ces derniers y ayant construit un fortin en 1504.



Pl. 4. — Morphologie du grain de pollen : **Phyllanthus andranovatensis** (*Brunel 2130*) : A, B, C, L. O. Analyse; D, endoaperture vue de face; E, coupe optique; F, vue de la surface externe au *MeB* × 3500. — **Phyllanthus amarus** (*Brunel 2114*) : G, vue de la surface externe, au *MeB* × 2000. (*Mph* : A, B, C, D, E × 1700).

vel purpurascentibus, margine albida; discus multilobatus vel laciniatus; ovarium sessile, stylis 0,3-0,4 mm longis, ima basi liberis, et bifidis cum lobis subteretibus.

P. fraterno Webster *affinis, sed cataphyllis brevioribus, ramulis purpurascentibus, floris feminei calyce cum 5 lobis longioribus et seminibus costis dorsualibus 9-11 differt.*

TYPE : *Brunel 2130*, Andranovato, près de Vinanibe, région de Fort-Dauphin, 8.1975 (holo-, STR; iso-, TOGO, P, B, TAN).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE : Connu seulement du Sud de Madagascar (Région de Fort-Dauphin).

UTILISATION : Sous le même nom d' « ambanivola », les habitants d'Andranovato utilisent les *Phyllanthus* herbacés des alentours (*P. andranovatensis*, *P. tenellus* Roxb., *P. amarus* Schum. & Thonn. et *P. ampandandravæ* Léandri), pour soigner les maux intestinaux des jeunes enfants. Cet usage, coïncidant avec la même utilisation des *Phyllanthus* herbacés et notamment de *P. fraternus* Webster dans l'Ouest Africain, particulièrement dans la région du Golfe du Bénin, est sans doute à rapprocher de l'action antibactérienne décelée par NOZERAN & HAICOURT (1974) dans les décoctions de feuilles de divers *Phyllanthus*.

Au terme de cette étude, l'identité des deux plantes analysées se trouvant ainsi établie, il apparaît donc nécessaire de modifier en conséquence la clé de détermination donnée dans la Flore de Madagascar et des Comores, et cette modification peut être envisagée de la manière suivante :

46. Feuille dépassant 3 mm, stipules atteignant 1,5 mm.
    47. Disque des fleurs femelles lacinié, à lobes plus ou moins alternitépales.
        48. Fleur femelle solitaire à l'aisselle des feuilles, dans la partie distale des ramules; 5 tépales; feuilles, cataphylles et axes anthocyanés .... *P. andranovatensis*
        48'. Fleur femelle à l'aisselle des feuilles, associée à une fleur mâle (au moins) dans la partie distale des ramules; 5 tépales; feuilles et axes verts, cataphylles noirâtres .... *P. amarus*

REMERCIEMENTS : Cette première publication sur des plantes malgaches est, pour nous, l'occasion de remercier très sincèrement l'Association Amitié-Madagascar-International (AMI) pour les facilités qu'elle nous a accordées lors de nos voyages, et Mr le Professeur J.-F. LEROY, directeur du Laboratoire de Phanérogamie (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris), qui a aimablement mis à notre disposition de nombreux échantillons malgaches de l'Herbarium.

BIBLIOGRAPHIE

BRUNEL, J. F. & ROUX, J., 1975. — Notes sur les Phyllanthoideæ (Euphorbiaceæ) Ouest-Africaines. I : Phyllanthus niruri L., une espèce à exclure des Flores de l'Afrique occidentale, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 122 ; 153-162.

BRUNEL, J. F. & ROUX, J., 1976. — Notes sur les Phyllanthoideæ (Euphorbiaceæ) Ouest-Africaines. II : A propos du polymorphisme de Phyllanthus sublanatus Schum. & Thonn., *Bull. Soc. Bot. Fr.* 123 : 365-376.

HALLÉ, F. & OLDEMAN, R.A.A., 1970. — *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*, 178 p., Paris.

HUTCHINSON, J., 1913. — Euphorbiaceæ, *in Flora of Tropical Africa* 6 (1) : 692-736.
LÉANDRI, J., 1958. — Euphorbiacées, *Flore de Madagascar et des Comores*, fam. 111, 1, 209 p.
MUELLER, J., 1866. — Euphorbiaceæ (*excl.* Euphorbieæ), *in* A. DC., *Prodromus* 15 (2) : 189-1286.
NOZERAN, R. & HAICOURT, R., 1974. — Mise en évidence d'une activité antibactérienne chez des Phyllanthus (Euphorbiacées), *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser. D, 278 : 3219-3222.
SCHUMACHER, H. & THONNING, H., 1829. — Beskr. Guin. Pl., *K. Dansk. Vid. Selsk. Nat. Math.*, Afhand 4 : 189-197.
WEBSTER, G. L., 1955. — Studies of the Euphorbiaceæ, Phyllanthoideæ I., *Contr. Gray Herb.* 52 : 44-63.
WEBSTER, G. L., 1957. — A monographic study of the West Indian species of Phyllanthus L., *J. Arnold Arbor.* 38 : 295-324.